一种新的家蚕体形突变体——短体蚕(*Sq*)的遗传分析与基因定位

代方银[1], 童晓玲[1,2], 谭　端[1], 黄永燕[1], 罗尤海[3], 鲁　成[1,*], 向仲怀[1]

(1. 西南大学生物技术学院,蚕学与系统生物学研究所,重庆　400716; 2. 重庆大学农学及生命科学研究院,重庆　400030; 3. 贵州省遵义职业技术学院 贵州遵义 563000)

摘要: 作为重要经济昆虫和鳞翅目昆虫模式的家蚕 *Bombyx mori*,其突变体是生理学、遗传学、功能基因组学等研究的宝贵资源。作者在家蚕资源保存和遗传分析中发现一种新的体形突变体——短体蚕(Squab,*Sq*),其特征是:杂合体(*Sq* / +)成活,蚕体长只有正常型的约4/5,腹中部略肥大,胸部稍狭小;纯合体(*Sq* / *Sq*)胚胎期致死。遗传分析结果表明该突变为显性遗传。通过与各染色体标记基因进行连锁分析,发现突变基因 *Sq* 在家蚕第14染色体上;通过与同一染色体上的标记基因青熟油蚕基因(*oa*)、不洁蚕基因(*Di*)进行三点测验,将 *Sq* 定位在家蚕连锁图谱第14连锁群的34.6 cM位点,表示为 *Sq*(14-34.6)。本研究结果为深入研究和利用该突变体奠定了重要基础。

关键词: 家蚕; 体形突变体; 遗传; 连锁分析; 基因定位

中图分类号: Q963　　**文献标识码**: A　　**文章编号**: 0454-6296(2009)05-0473-05

Genetic analysis and gene localization of a new body shape mutant, Squab (*Sq*), in the silkworm, *Bombyx mori*

DAI Fang-Yin[1], TONG Xiao-Ling[1,2], TAN Duan[1], HUANG Yong-Yan[1], LUO You-Hai[3], LU Cheng[1,*], XIANG Zhong-Huai[1] (1. College of Biotechnology, Institute of Sericulture and System Biology, Southwest University, Chongqing 400716, China; 2. Institute of Agriculture and Life Sciences, Chongqing University, Chongqing 400030, China; 3. Zunyi Vocational and Technical College, Zunyi, Guizhou 563000, China)

Abstract: The silkworm, *Bombyx mori*, is an important economic insect and a model for Lepidoptera insects; the mutants of silkworm are the valuable resources for physiology, genetics and functional genomics. We discovered a new body shape mutant named Squab (*Sq*) during the conservation and genetic analysis of the silkworm resources. The heterozygote (*Sq*/ +) could survive, and the length of mutant is just about four-fifths of the normal and is characterized by slight fat abdomen in the middle region and a little narrow thorax; the homozygote (*Sq*/*Sq*) is embryonic lethal. The genetic analysis showed that it was controlled by dominant mutant gene. It is confirmed that the mutant gene *Sq* belongs to the 14th linkage group by crossing it with the marker genes for each linkage group. Three-point test among aojuku translucent (*oa*), dirty (*Di*) and *Sq* showed that the gene locus of *Sq* is at 34.6 cM on the 14th linkage group in silkworm linkage map. This study has important significance for further research and utilization of this mutant.

Key words: *Bombyx mori*; body shape mutant; heredity; linkage analysis; gene localization

家蚕 *Bombyx mori* 由野桑蚕 *Bombyx mandarina* 驯化而来(蒋猷龙,1982),作为重要的经济昆虫被利用已达5 000多年,同时在近100余年间又一直是遗传学研究的对象和重要材料(Goldsmith *et al*., 2005)。进入21世纪,家蚕作为农林害虫最大类群——鳞翅目昆虫的模式,其基础研究被快速推进,特别是全基因组测序完成(Xia *et al*.,2004),使家蚕性状形成机制的揭示获得更有利的基因组数据支撑。家蚕性状丰富,遗传背景研究得较为清楚,至今研究记录了400多个孟德尔突变,蚕的经典遗传图

基金项目: 国家自然科学基金项目(30671591);"973"计划项目(2005CB121000);"863"计划项目(2006AA10A117);教育部博士点基金项目(20060635016);重庆市自然科学基金项目(CSTC2006BB1051);西南大学研究生科技创新基金项目(2006052)

作者简介: 代方银,男,1969年生,博士,教授,研究方向为资源生物学与动物遗传, E-mail: fyai@swu.edu.cn

* 通讯作者 Author for correspondence, E-mail: lucheng@swu.edu.cn

收稿日期 Received: 2009-02-23; 接受日期 Accepted: 2009-04-23

谱上标记了220多个基因座位,定位了约300个基因(含复等位基因)(向仲怀,1994,2005;Fujii,1998)。家蚕资源中还有大量遗传致死、畸形、生理缺陷型等突变系统。目前关注和利用这些多样性资源的深入研究空前活跃,家蚕突变基因的精细定位与克隆研究近期取得了瞩目的进展(Sato *et al*.,2008;Ito *et al*.,2008;Meng *et al*.,2009),并且是当前研究的炽热领域。因此,家蚕突变体材料和新突变的获得受到高度重视。

作者研究家蚕资源发现一种新的体形突变体——短体蚕,对其进行了性状观察、遗传分析与基因连锁和定位研究,为该突变的分子机制研究和利用奠定基础。

1 材料与方法

1.1 材料

短体蚕为作者在本研究所家蚕基因资源库中发现的新突变,按家蚕基因命名规则(向仲怀, 1994)命名为 Squab (*Sq*),系统号为18-101。其幼虫有黑缟斑或为普通斑纹,为了便于与其他斑纹、体色标记基因间进行杂交分析,选择普通斑纹个体进行实验。

遗传分析所用正常型品系为大造,幼虫为普通斑,体形正常。

连锁分析所用各连锁群的标志基因分别是:*od*(1),*Y*(2),*Ze*(3),*L*(4),*oc*(5),*EKp*(6),*q*(7),*Ia*(9),*w-2*(10),*K*(11),*ch*(13),*U*(14),*bl*(15),*cts*(16),*Bm*(17),*mln*(18),*Gl*(19),*oh*(20),*rb*(21),*or*(22),*Sel*(24),*Nd*(25),*so*(26),*Xan*(27),*E-tr*(28)。各标记基因的特征详见向仲怀(2005)附录。

定位实验使用的同一染色体上已定位的标记基因为:青熟油蚕(*oa*),其幼虫皮肤中度透明;不洁蚕(*Di*),幼虫背面遍布黑色不规则的细斑和线纹。

1.2 遗传分析方法

采用正常型系统大造与新突变 *Wes* 进行杂交,调查 F_1,F_2 及回交(RF_1)各世代的性状分离,分析杂交后代分离模式,解析新突变的遗传规律。

1.3 连锁分析方法

根据家蚕雌完全连锁的特点(向仲怀,1994),当两个连锁的非等位基因在相斥情况(1对显性基因与1对隐性基因同在一个亲本中)时,它们的 F_2 代只产生3种表型,即双显性重组型和2种亲本型,理论比为2:1:1,双隐性个体数为0;当相引(2对显性基因在一起或2对隐性在一起)时,F_1 雌回交双隐性亲本雄,只产生两种亲型表型组合,理论比为1:1,没有重组型个体。依据此可以判断两基因为连锁关系。但 *Sq* 具有纯合体 *Sq*/*Sq* 致死的特点,杂合体 *Sq*/+生存,因此 F_2 将与这一普遍规律不完全一致,故无论 *Sq* 与显性标记基因杂交(相斥),还是与隐性标记基因杂交(相引),我们均采用 F_1♀×双隐性♂进行连锁检测,当标志基因为隐性时,用大造(这时基因型为++/++)作为双隐性测交亲本。不连锁情况下均将出现4种表型,2种为亲本型,2种为重组型,理论比为1:1:1:1。

1.4 基因定位方法

采用三点测验进行基因定位。由于家蚕雌为完全连锁,雄才发生交换,而基因定位必须测算交换值,因此配制基因定位的测交组合只能用 F_1 雄与双隐性或三隐性系统的雌进行测交。本研究采用的测定交换值的交配方式为:+ *oa* +/ + *oa* +♀×(+ *oa Di*/ + *oa Di*×*Sq* + +/ *Sq* + +)F_1 ♂。

2 结果与分析

2.1 *Sq* 的特征

Sq 见图1,蚕体每环节比正常型短,蚕体长约为正常个体的4/5,腹中部略肥大,胸部稍狭小,形似樽蚕(*tub*)(Doira *et al*., 1980)和狭胸(*nb*)(Chikushi,1953),更接近 *tub*。而且,该突变个体自交,约1/4蚕卵死于胚胎期,成活个体中短体蚕与正常个体成2:1。这是纯合体致死的表现。*Sq* 壮蚕有较弱的致死性。



图1 家蚕突变型短体蚕(*Sq*)(右)与正常型(左)对比

Fig. 1 The mutant Squab (*Sq*) (right) and the normal type (left) of *Bombyx mori*

2.2 *Sq* 的遗传

Sq 与正常型亲本大造杂交,F_1 幼虫一半是 *Sq*,一半是正常型,F_1 *Sq* 自交,调查其 F_2 卵孵化率,平

均孵化率为 73.50%,即只有大约 3/4 的卵粒能够孵化。孵化个体饲养到大蚕调查,*Sq*∶正常型 = 2∶1(表 1)。根据这一结果,并结合该突变体自交继代中的表现——分离 *Sq* 与正常成 2∶1, 1/4 蚕卵胚胎期致死,说明 *Sq* 为显性遗传单基因突变,纯合体胚胎期致死。该突变体为显性,遗传上明显区别于隐性遗传的 *tub* 和 *nb*,是新突变型。

表 1　家蚕短体蚕(*Sq*)与正常型杂交的 F_1 和 F_2 性状分离

Table 1　Character segregation in F_1 and F_2 of *Sq* × WT of *Bombyx mori*

杂交组合 Cross combinations	性状分离 Character segregation		分离比 Segregation ratio	χ^2_c
	Sq	+		
(+ × *Sq*) F_1	788	810	1∶1	0.303
(+ × *Sq*) F_2	1 530	790	2∶1	0.539

$\chi^2_{0.1,1}=2.71$.

2.3　*Sq* 的连锁分析

由于 *Sq* 纯合体具有致死性,因此全部采用测交的方法进行检测。当它与显性标记基因进行连锁检测时,F_1♀与正常型♂交配;当与隐性标记基因进行连锁检测时,F_1♀与隐性标记亲本♂交配;正常型亲本均使用大造。结果见表 2。

表 2 连锁实验数据显示,(*U/U* × *Sq* / +) F_1♀ × + + ♂,只有 2 种亲本表型,没有重组型个体出现,*Sq* 与第 14 连锁群的 *U* 为连锁遗传;而与其他连锁群的标记都呈独立遗传的分离模式。

2.3　短体蚕(*Sq*)基因的定位实验

用现有的遗传系统,配制三点测验定位群体: + *oa* +/ + *oa* + ♀ × (+ *oa Di*/ + *oa Di* × *Sq* + +/ *Sq* + +) F_1 ♂。饲养该群体,调查 *Sq*,*oa* 和 *Di* 之间的分离情况,结果见表 3。

根据双交换型个体(表 3 中数目最少的一组)表型和亲本表型,判定三基因排列次序是:*Sq-oa-Di*。

双交换值 = (1 + 3)/4 340 × 100% = 0.09%

Sq-oa 间的单交换值 = (171 + 155)/4 340 × 100% + 0.09% = 7.6%

oa-Di 间的单交换值 = (30 + 26)/4 340 × 100% + 0.09% = 1.3%

根据最新公布的家蚕连锁图谱(Banno *et al.*, 2005),第 14 连锁群遗传图谱上 *oa* 的位点值是 42.2 cM,*Di* 的位点值是 43.2 cM,相距 1.0 cM。本研究获得 *oa* 与 *Di* 间的距离是 1.3 cM,结果比较一致。现根据 *Sq* 与 *oa* 间的距离为 7.6 cM 和 *Sq* 在 *oa* 的前端,将 Sq 在第 14 连锁上的位点确定为34.6 cM

表 2　短体蚕(*Sq*)的连锁检索结果

Table 2　The results of linkage tests of *Sq* in *Bombyx mori*

标记(连锁群) Marker gene (linkage group)	杂交组合 Cross combinations	性状分离 Character segregation *Sq*		+	
od(1)	(*Sq* / + × *od/od*) F_1♀ × *od/od* ♂	*od*:56	+:68	*od*:69	+:74
Y(2)	(*Y/Y* × *Sq* / +) F_1♀ × + + ♂	*Y*:45	+:44	*Y*:54	+:57
Ze(3)	(*Ze/Ze* × *Sq* / +) F_1♀ × + + ♂	*Ze*:104	+:110	*Ze*:117	+:121
L(4)	(*L/L* × *Sq* / +) F_1♀ × + + ♂	*L*:109	+:98	*L*:127	+:113
oc(5)	(*oc/oc* × *Sq* / +) F_1♀ × oc/oc ♂	*oc*:77	+:86	*oc*:92	+:90
E^{Kp}(6)	(E^{Kp}/E^{Kp} × *Sq* / +) F_1♀ × + + ♂	E^{Kp}:125	+:136	E^{Kp}: 174	+:152
q(7)	(*q/q* × *Sq* / +) F_1♀ × q/q ♂	*q*:101	+:93	*q*:89	+:115
Ia(9)	(*Sq* / + × *Ia* /*Ia*) F_1♀ × + + ♂	*Ia*:37	+:32	*Ia*:55	+:40
w-2(10)	(*w-2/w-2* × *Sq* / +) F_1♀ × w-2/ w-2 ♂	*w-2*:158	+:168	*w-2*:170	+:188
K(11)	(*K/K* × *Sq* / +) F_1♀ × + + ♂	*K*:66	+:70	*K*:79	+:65
ch(13)	(*ch/ch* × *Sq* / +) F_1♀ × *ch/ch* ♂	*ch*:137	+:149	*ch*:155	+:166
U(14)	(*U/U* × *Sq* / +) F_1♀ × + + ♂	*U*:0	+:72	*U*:75	+:0
bl(15)	(*bl/bl* × *Sq* / +) F_1♀ × *bl/bl* ♂	*bl*:81	+:104	*bl*:95	+:128
cts(16)	(*Sq* / + × *cts* /*cts*) F_1♀ × *cts* /*cts* ♂	*cts*:56	+:77	*cts*:61	+:85
Bm(17)	(*Bm/Bm* × *Sq* / +) F_1♀ × + + ♂	*Bm*:71	+:90	*Bm*:94	+:123
mln(18)	(*mln/mln* × *Sq* / +) F_1♀ × *mln/mln* ♂	*mln*:130	+:151	*mln*:124	+:169
Gl(19)	(*Gl/* + × *Sq* / +) F_1♀ × + + ♂	*Gl*:53	+:53	*Gl*:67	+:71
oh(20)	(*oh/oh* × *Sq* / +) F_1♀ × *oh/oh* ♂	*oh*:210	+:231	*oh*:217	+:247
rb(21)	(*Sq* / + × *rb* /*rb*) F_1♀ × *rb* /*rb* ♂	*rb*:62	+:78	*rb*:67	+:93
or(22)	(*or/or* × *Sq* / +) F_1♀ × *or/or* ♂	*or*:150	+:174	*or*:159	+:180
Sel(24)	(*Sel/Sel* × *Sq* / +) F_1♀ × + + ♂	*Sel*:48	+:51	*Sel*:62	+:50
Nd(25)	(*Nd/Nd* × *Sq* / +) F_1♀ × + + ♂	*Nd*:211	+:230	*Nd*:243	+:255
so(26)	(*so/so* × *Sq* / +) F_1♀ × *so/so* ♂	*so*:33	+:46	*so*:42	+:55
Xan(27)	(*Xan/Xan* × *Sq* / +) F_1♀ × + + ♂	*Xan*:65	+:70	*Xan*:78	+:93
E-tr(28)	(*E-tr* / + × *Sq* / +) F_1♀ × + + ♂	*E-tr*:112	+:144	*E-tr*:130	+:133

表 3　家蚕短体蚕(*Sq*),油蚕(*oa*)和不洁蚕(*Di*)基因的三点测验结果

Table 3　The three-point tests among *Sq*, *oa* and *Di* of *Bombyx mori*

表现型 Phenotype	个体数 Number of individuals	表现型类型 Phenotype type
+ *oa Di*	1 950	亲本型 Parental type
Sq + +	2 004	亲本型 Parental type
+ + +	171	单交换 Single crossing over
Sq oa Di	155	单交换 Single crossing over
+ *oa* +	30	单交换 Single crossing over
Sq + *Di*	26	单交换 Single crossing over
+ + *Di*	3	双交换 Double crossing over
Sq oa +	1	双交换 Double crossing over
总计 Total	4 340	

(即 42.2 − 7.6),记为:*Sq*(14-34.6)。

将 *Sq*(14-34.6)基因补充到第 14 染色体的连锁遗传图(图 2)。

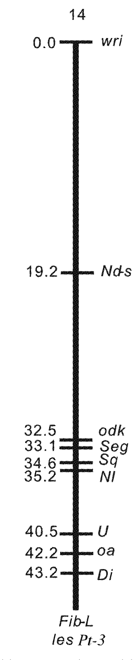


图 2 经修订的家蚕第 14 连锁群

Fig. 2 Revised map of the linkage group 14 of *Bombyx mori*

3 讨论

本研究结果表明,家蚕新突变型 *Sq* 为一显性遗传基因控制,纯合体胚胎期完全致死,杂合体成活,环节缩短,整个体长缩短,基因位于家蚕第 14 号染色体上,在连锁遗传图谱上的座位为:14-34.6 cM。短体蚕(*Sq*)遗传特性与基因连锁定位研究的完成,为其深入研究奠定了重要基础。

根据家蚕遗传学文献,前人关于家蚕突变基因的研究,报道过的体形突变类型主要有:身躯部分环节变长者有长节(*e*:1-36.4)(Tanaka,1923)和长胴(*Set*:1-35.5)(Kawaguchi *et al*.,1995),身体变短者有显性短节油蚕(*Obs*:18-6.2)(Yoshimura *et al*.,1984),胸部变狭窄而腹部变胖且体形短者有狭胸(*nb*:19-31.2)(Chikushi,1953)和樽蚕(*tub*:23-6.9)(Doira *et al*., 1980);身体变细瘦者有细长蚕(*Lan*:21-17.9)(Doira *et al*., 1977)、细节蚕(*gn*:9-22.0)(Doira *et al*.,1974),身体单纯变硬者有枝蚕(*sk*:4-41.1)(Tanaka and Matsuno,1927)。此外有环节的前后部位收缢或者隆起的体形变异,如竹蚕(*Bo*:11-26.6)(Kanekatsu *et al*.,1988)、石蚕(*st*:8-0.0)(Tanaka,1919;Tazima *et al*.,1960)、数珠蚕(*mf*:12-39.8)(Ninagi *et al*., 1981)、缢蚕(*Str*:15-15-46.8)(Doira *et al*., 1979)、缢蚕(*co*)(Banno *et al*.,2005)和第 2 数珠蚕(*mf*-2)(代方银等,1999a)等。也有其他一些类型,如缩蚕(*cot*:15-25.0)(Fujii *et al*., 1996),还有尺蠖蚕(*ge*:12-?)、火伤(*Bu*:11-30.9)、大村畸形(*mal*:4-30.1)(Banno *et al*.,2005),体节畸形(*mbs*)(代方银等,1999b;鲁成等,2000)等。种种类型中,与 *Sq* 具有相似体态特征的是显性短节 *Obs*,*nb* 和 *tub*;但 *Obs* 除了具有体形变异外,还同时引起油蚕性状,而 *nb* 和 *tub* 二者遗传上为隐性,也与 *Sq* 显著区别,因此 *Sq* 在家蚕中是很特殊的类型。2004 年日本报道的"short segment"突变(Banno *et al*.,2004)与 *Sq* 类似,两者之间的确切关系目前尚不得而知。体形的短(矮)、粗(胖)、细(瘦)之类的变异型,在生物中普遍存在,家蚕的这些突变体的机制研究,对于阐明生物中相似形态的遗传奥秘必然具有宝贵的参考价值,因此对其进行深入研究的意义是显而易见的。

参 考 文 献(References)

Banno Y, Fujii H, Kawaguchi Y, Yamamoto K, Nishikawa K, Nishizaka A, Tamura K, Eguchi S, 2005. A Guide to the Silkworm Mutants 2005: Gene Name and Gene Symbol. Institute of Genetic Resources, Kyushu University, Fukuoka. 8 pp.

Banno Y, Nishikawa K, Tamura K, Yamamoto K, Fujii H, 2004. Inheritance of a body shape mutant named "short segment" of the domesticated silkworm, *Bombyx mori*. *Journal of Insect Biotechnology and Sericology*, 37(1): 35 − 37.

Chikushi H, 1953. On the estimation of recombinant values between two characters, multistar and narrow breast, in the silkworm. *J. Seric. Sci. Jpn*., 22: 1 − 4.

Dai FY, Lu C, Xiang ZH, 1999a. Discovery of moniliform 2 of silkworm and its preliminary study. *Newsletter of Sericultural Science*, 19(2): 1 − 3. [代方银,鲁成,向仲怀,1999a. 家蚕第 2 数珠蚕的发现与研究初报. 蚕学通讯,19(2): 1 − 3]

Dai FY, Lu C, Xu SY, 1999b. Morphological study of *mbs* (body segment monster): a new mutation in silkworm (*Bombyx mori*). *Newsletter of Sericultural Science*, 19(2): 4 − 9. [代方银,鲁成,徐世银,1999b. 家蚕新突变型体节畸形(*mbs*)的形态学研究. 蚕学通讯,19(4): 4 − 9]

Doira H, Chikushi H, Tsujita M, Kihara H, 1977. Linkage studies of *Bombyx mori*: Discovery of a new linkage group *rb-Lan-Sl-v*. *J. Seric. Sci. Jpn*., 46: 521 − 527.

Doira H, Gamo T, Kihana H, 1979. Inheritance of the strangulated mutation in *Bombyx mori*. *Proc. Sericult. Sci. Kyushu*, 10: 72.

Doira H, Tsujita M, Kihara H, 1974. Genetical studies of the "gooseneck" mutant in Bombyx mori. *J. Seric. Sci. Jpn*., 43: 337 − 339.

Doira H, Kihara, H, Nagai N, 1980. Linkage studies of *Bombyx mori*: Discovery of a new linkage group *Nd-tub*. *J. Seric. Sci. Jpn.*, 49: 521 - 524

Fujii H, Doira H, Miki M, Kihara H, 1996. Genetical studies on the "contractile" mutant of *Bombyx mori* and revision of the genetical map of the 15th linkage group. *J. Seric. Sci. Jpn.*, 65: 452 - 455.

Fujii H, 1998. Genetical Stocks and Mutations of *Bombyx mori*: Important Genetic Resources. Kyushu University, Fukuoka.

Goldsmith MR, Shimada T, Abe H, 2005. The genetics and genomics of the silkworm, *Bombyx mori*. *Annu. Rev. Entomol.*, 50: 71 - 100.

Ito K, Kidokoro K, Sezutsu H, Nohata J, Yamamoto K, Kobayashi I, Uchino K, Kalyebi A, Eguchi R, Hara W, Tamura T, Katsuma S, Shimada T, Mita K, Kadono-Okuda K, 2008. Deletion of a gene encoding an amino acid transporter in the midgut membrane causes resistance to a *Bombyx* parvo-like virus. *PNAS*, 105 (21): 7 523 - 7 527.

Jiang YL, 1982. Origin and Differentiation of the Silkworm. Jiangsu Science and Technolog Press, Nanjing. [蒋猷龙,1982. 家蚕的起源和分化. 南京: 江苏科技出版社]

Kanekatsu R, Banno Y, Nagashima E, Miyashita T, 1988. Genetic studies on a new spontaneous mutant Bamboo (*Bo*) of the silkworm. *J. Seric. Sci. Jpn.*, 57: 151 - 156.

Kawaguchi Y, Kawakami K, Doira H, Banno Y, Koga K, 1995. Genetic analysis of the soft and elongated trunk mutant in *Bombyx mori*. *J. Seric. Sci. Jpn.*, 64: 31 - 34.

Lu C, Dai FY, Xiang ZH, 2000. Study on a natural mutant of body segment monster in silkworm. *Journal of Southwest Agricultural University*, 22 (1): 1 - 5. [鲁成, 代方银, 向仲怀, 2000. 家蚕体节畸形自然突变型的研究. 西南农业大学学报, 22(1): 1 - 5]

Meng Y, Katsuma S, Mita K, Shimada T, 2009. Abnormal red body coloration of the silkworm, *Bombyx mori*, is caused by a mutation in a novel kynureninase. *Genes to Cells*, 14: 129 - 140.

Ninagi O, Daira H, Chikushi, H, Kokubu T, 1981. Genetical studies on the moniliform mutation in *Bombyx mori*: Revision of the genetical map of linkage group 12. *J. Seric. Sci. Jpn.*, 50: 10 - 15.

Sato K , Matsunaga TM, Futahashi R, Kojima T, Mita K, Banno Y, Fujiwara H, 2008. Positional cloning of a *Bombyx* wingless locus flügellos (*fl*) reveals a crucial role for fringe that is specific for wing morphogenesis. *Genetics*, 179: 875 - 885.

Tanaka Y, 1919. Lectures on Silkworm Genecics. Meibundo Ltd., Tokyo. 316 pp.

Tanaka Y, Matsuno S, 1927. "Stick" and "multilunar", a fourth linkage group in the silkworm. *J. Dept. Agric. Kyushu Univ.*, 1: 266 - 274.

Tanaka Y, 1923. Inheritance of elongate (a preliminary note). *Sanshikaiho*, 32: 21 - 23.

Tazima Y, Ozawa T, Inagaki E, Kobayashi T, 1960. Genetic maps of the eighth linkage group of the silkworm. *Annu. Rep. Natl. Genet. Jpn.*, 10: 17 - 18.

Xia QY, Zhou ZY, Lu C *et al.*, 2004. A draft sequence for the genome of the domesticated silkworm (*Bombyx mori*). *Science*, 10 (306): 1 937 - 1 940.

Xiang ZH, 1994. Genetics and Breeding of Silkworm. China Agriculture Press, Beijing. [向仲怀, 1994. 家蚕遗传育种学. 北京:农业出版社]

Xiang ZH, 2005. Biology of Sericulture. China Forestry Publishing House, Beijing. [向仲怀, 2005. 蚕丝生物学. 北京: 中国林业出版社]

Yoshimura R, Daira H, Shinkura K, 1984. Genetical studies on the "dominant obese translucent" mutation in the silkworm, *Bombyx mori*. *J. Seric. Sci. Jpn.*, 53: 348 - 351.

(责任编辑: 赵利辉)